

# Chemische Signale bei Pflanzen-Herbivoren-Interaktionen

Axel Mithöfer

## Zusammenfassung

Pflanzen können als ortsgebundene Organismen ihren Feinden nicht ausweichen. Um sich dennoch gegen Pathogene oder Fraßfeinde zu verteidigen, haben sie im Laufe ihrer Evolution eine Reihe zum Teil sehr subtiler Abwehrmechanismen entwickelt, von rein physikalischen Barrieren wie Dornen oder Haaren bis zur chemischen Verteidigung. Pflanzen produzieren darüber hinaus eine Unzahl chemischer Verbindungen, die angreifende Herbivore (hauptsächlich pflanzenfressende Insekten) direkt töten oder abschrecken. Besonders raffiniert sind jedoch indirekte Verteidigungsstrategien. Den Duft von Pflanzen verbinden wir gemeinhin mit der Anlockung von bestäubenden Insekten. Weniger bekannt ist, dass verletzte oder angefressene Pflanzen über Gerüche Informationen an die Umgebung abgeben. Der genaue Informationsgehalt solch eines Duftes ist in seiner Komposition aus verschiedenen chemischen Verbindungen verborgen. Pflanzen nutzen ihn zum Beispiel bei Insektenbefall, indem sie mit Duft räuberische Insekten anlocken; diese attackieren die herbivoren Insekten und schützen somit die befallenen Pflanzen. Die in den Duftstoffmischungen enthaltene Information über die Anwesenheit eines Fraßfeindes kann auch von benachbarten Pflanzen der eigenen oder sogar anderer Arten genutzt werden, um sich auf einen möglichen Befall von in ihrer Nähe befindlichen Herbivoren vorzubereiten.

Während viele solcher pflanzlichen Reaktionen im Labor gut untersucht sind, beginnen wir diese Zusammenhänge in der natürlichen Umgebung gerade erst zu verstehen und diese Erkenntnisse für den natürlichen Pflanzenschutz anzuwenden.

## Summary

### Chemical signals in plant-herbivore interactions

As sessile organisms, plants cannot escape under attack. However, during evolution they developed at least some subtle mechanisms to defend themselves. These mechanisms include physical barriers such as thorns and trichomes but also chemical defenses. Plants are masters of chemistry and produce numerous compounds, many of which are toxic or act as repellents to herbivorous attackers, mainly insects. In addition, some indirect defenses are extremely sneaky. Typically, we see plant scent in the context of pollination. Less known is the fact that also wounded plants release volatile compounds bearing information to their environment. The particular information is included in the composition of the volatiles. Upon insect attack, emitted volatiles bouquets can attract predators or parasitoids of the feeding herbivores, which in turn defend the plant under attack. The encoded volatile information can be recognized not only by neighboring conspecific plants but also by plants of a different species. Such neighboring plants use the information to prepare themselves for future attack.

While these interactions are well studied in the labs we just learn to understand them in nature and use the knowledge for agriculture.

✉ Priv.-Doz. Dr. Axel Mithöfer, Max-Planck-Institut für Chemische Ökologie, Abteilung Bioorganische Chemie, Beutenberg Campus, Hans-Knöll-Straße 8, 07745 Jena; amithoefer@ice.mpg.de

## Einführung

Ende der 1980er/Anfang der 1990er Jahre ging die Geschichte von Giraffen, die an Akazien fressen, immer wieder durch die Presse und sie wurde auch später noch öfter aufgegriffen. Akazien sind sehr stark bedornt, trotzdem können die Giraffen an ihnen fressen und die Blätter mit ihrer bis 50 cm langen Zunge abreißen. Das machen sie gerne, aber nur für einen bestimmten Zeitraum. Nach ungefähr 15 oder 30 Minuten ziehen sie weiter. Warum dies so ist, wird sich im Laufe des folgenden Beitrages hoffentlich erklären.

Pflanzen sind im Lauf ihres gesamten Lebens vielen biotischen Interaktionen, d. h. vielen Wechselwirkungen mit anderen Organismen, ausgesetzt. Diese Wechselwirkungen können für die Pflanzen sehr positiv sein, wie die Interaktionen mit Bestäubern, mit Tieren, die die Samen verbreiten, oder mit Mykorrhizapilzen. Im Falle von Leguminosen findet eine Interaktion mit Stickstoff fixierenden Bakterien statt. Negativer für die Pflanzen sind Interaktionen mit Nematoden im Wurzelbereich, mit phytopathogenen Pilzen oder Bakterien im unter- und oberirdischen Bereich und mit Herbivoren, seien es zum Beispiel Spinnmilben oder Insekten. Gerade die Anzahl herbivorer Insekten, die an Pflanzen als Primärproduzenten fressen, ist immens. Es sind relativ große Fraßfeinde darunter, wie die Larven mancher Lepidopteren, aber auch kleine, wie die Kastanienminiermotte (*Cameraria ohridella*), die dafür sorgt, dass die Kastanien sehr früh im Jahr ihr Laub verlieren.

Den (grob geschätzt) 350 000 Pflanzenarten weltweit stehen eine unglaublich große Zahl an phytopathogenen Mikroorganismen, etwa 5500 Säugetierarten und mindestens 1 Million Insektenarten gegenüber, von denen die meisten auf Pflanzen fressen. Pflanzen sind daher in hohem Maß auf eine effiziente Verteidigung angewiesen.

## Prinzipien der pflanzlichen Verteidigung

Die Verteidigung lässt sich zunächst einteilen in eine konstitutive Verteidigung, die immer präsent ist, und in eine induzierbare Verteidigung, die abgerufen wird, wenn es notwendig ist. Beide Möglichkeiten lassen sich weiter unterteilen in eine direkte und in eine indirekte Verteidigung, bei der andere Organismen genutzt werden, um

die Fraßfeinde zu vertreiben oder zu schädigen (Mithöfer & Boland 2012).

Die direkte konstitutive Verteidigung hat den fressenden Organismus zum Ziel, hierzu gehören zum einen Dornen, Stacheln oder Haare, zum anderen chemische Stoffe, die die fressenden Tiere abschrecken oder auf sie toxisch wirken, wie z. B. das k-Strophanthidin in Maiglöckchen (*Convallaria majalis*). Zur indirekten konstitutiven Verteidigung gehört z. B. die Symbiose mit Ameisen, die man oft in den Tropen findet: Die Pflanzen bieten den Ameisen Unterschlupf und Futterkörperchen an; im Gegenzug verteidigen die Ameisen die Pflanzen, auf und von denen sie leben, gegen andere Organismen, die auf ihrer Wirtspflanze fressen wollen.

Die direkte induzierbare Verteidigung beruht vor allem auf chemischen Komponenten, z. B. dem Nicotin, welches bei einigen Solanaceen über ein basales Level hinaus noch weiter akkumulieren kann. Bei der indirekten induzierbaren Verteidigung wird das fressende Insekt von einem räuberischen Insekt angegriffen, das für diesen Zweck von der Pflanze angelockt wurde.

## Kommunikation bei Pflanzen

Die grundlegende Definition für Kommunikation nach dem sog. Sender-Empfänger-Modell (Shannon-Weaver-Modell) aus den 1940er Jahren beschreibt, wie ein Sender ein Signal aussendet, das von einem Empfänger empfangen wird, der dieses Signal decodieren kann. Der Empfänger geht nach der Decodierung in einen anderen »Zustand« über, indem er quasi eine Antwort auf das Signal hin gibt.

Wenn wir Pflanzen als Sender betrachten, fällt uns in erster Line der Duft ein, der von den Blüten ausgesendet wird, um Bestäuber anzulocken. Aber auch Blätter, an denen Herbivore sitzen, senden einen Duft aus; auf der Emission dieses Duftes beruht die indirekte Verteidigung. Mit ihm lockt die Pflanze spezifisch Parasitoide an, z. B. parasitoide Wespen (vgl. Beitrag Hilker [2016] in diesem Band), die zu der verwundeten Pflanze fliegen, dort den fressenden Herbivor suchen und ihre Eier in diesen ablegen (Abb. 1). Die Larven der parasitoiden Wespe entwickeln sich im Inneren der Herbivorenlarve, was zu deren Tod führt. Diese Art von Verteidigung folgt sozusagen dem Prinzip »der Feind meines Feindes ist mein Freund«.

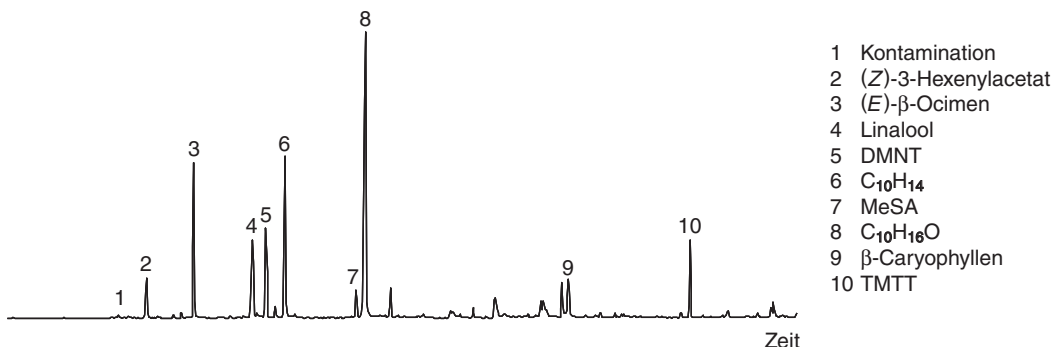


**Abb. 1.** **a**, *Cotesia congregata* (Große Brackwespe), frisch aus Kokons geschlüpft; **b**, Larve von *Manduca sexta* (Tabakswürmer) mit Kokons von *C. congregata*. – Fotos: a, Beatriz Moisset, CC-BY-SA 3.0; b, Gruppe Ian Baldwin, MPI Chemische Ökologie.

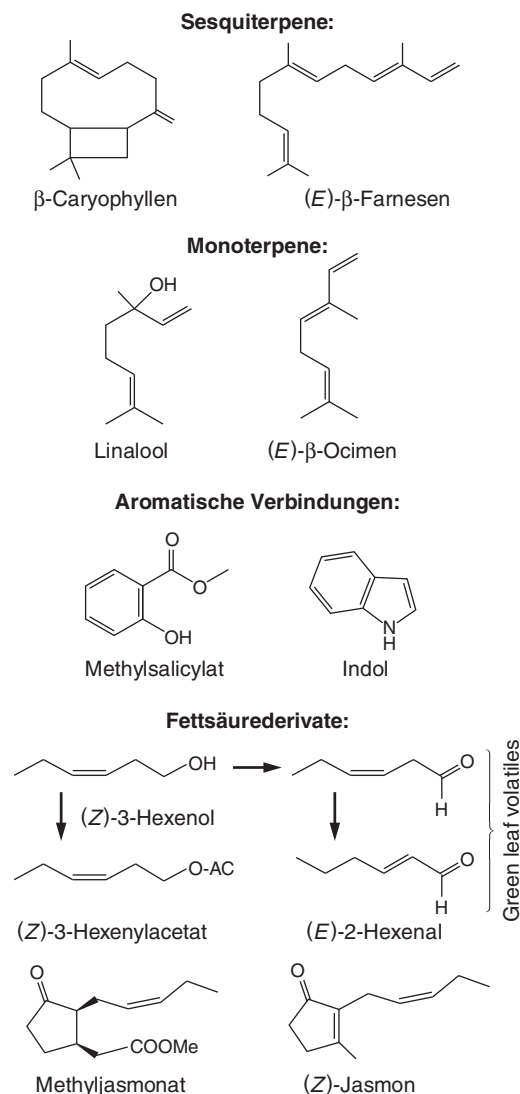
Dieses Prinzip kann sehr kompliziert werden, wenn mehr als drei trophische Level beteiligt sind. Im vorausgehenden Beispiel stellt die Pflanze den ersten, der Herbivore den zweiten und Parasitoide (bzw. Parasiten) den dritten trophischen Level dar (tritrophische Interaktion). Zu dem System können aber noch hyperparasitoide Insekten dazukommen. Parasitoide können das Verhalten des Herbivoren beeinflussen, nachdem sie ihre Eier auf oder in ihm abgelegt haben. Das realisiert die Pflanze, die dann wiederum andere Duftstoffe abgibt. Diese wiederum nehmen Hyperparasitoide wahr, fliegen zu den befallenen Pflanzen und legen ihre Eier in die Parasitoidenlarven. Vermutlich gibt es übergeordnet noch mehrere trophische Level (Mithöfer & Schuman 2014, Mithöfer & Boland 2016).

### *Phaseolus lunatus*: Duftstoffgemisch nach Herbivorenbefall

In einem typischen Experiment im Labor wird eine Pflanze, die von Insekten befallen ist, in einem geschlossenen Gefäß gehalten. Die von der Pflanze abgegebenen Duftstoffe werden abgesaugt und in einer Falle (z.B. Aktivkohle) gesammelt, gleichzeitig wird an anderer Stelle dem System frische Luft zugeführt. Nach einem bestimmten Zeitraum werden die Komponenten mit GC-MS analysiert. Abbildung 2 zeigt ein typisches Gaschromatogramm einer von Raupen von *Spodoptera* (Lepidoptera) befallenen *Phaseolus lunatus* (Limabohne). Es handelt sich um eine relativ einfache Mischung, in anderen Beispielen können Hunderte von Peaks auftreten. Bei den hier gezeigten Einzelkomponenten handelt es sich i.W. um Mono- und Sesquiterpene, aromatische Verbindungen und Fettsäurederivate



**Abb. 2.** Gaschromatogramm des Duftes eines Blattes von *Phaseolus lunatus*, nach Befall mit *Spodoptera* (Lepidoptera); DMNT: 4,8-Dimethyl-1,3(E),7-nonatrien, MeSA: Methylsalicylat, TMTT: 4,8,12-Trimethyltrideca-1,3,7,11-tetraen.



**Abb. 3.** Strukturformeln typischer Einzelkomponenten im Duft von Pflanzen, die von *Spodoptera*-Raupen befallen sind.

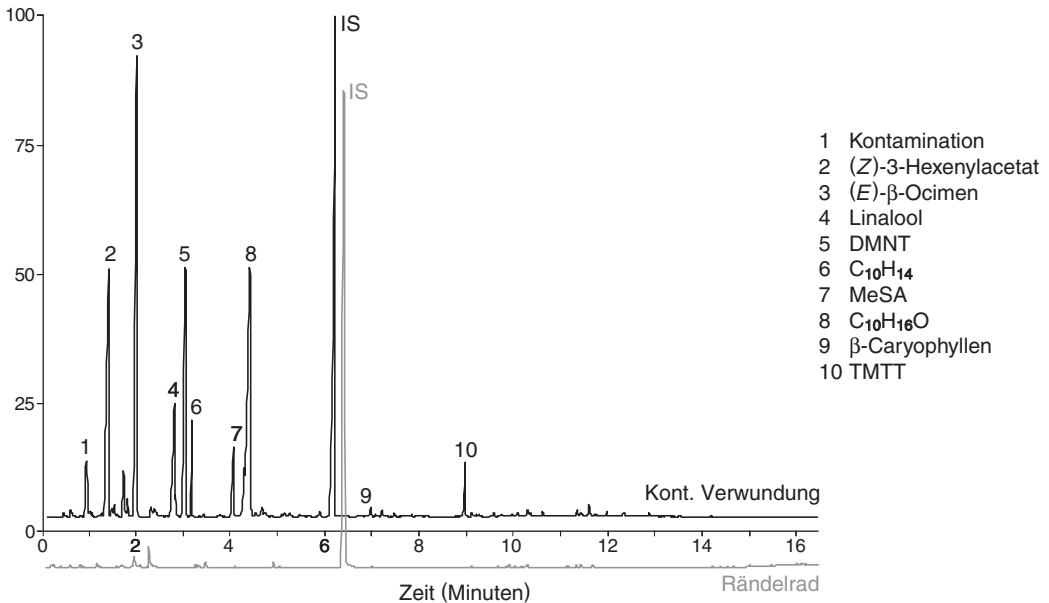
(Abb. 3). Insbesondere die Gruppe von Alkoholen und Aldehyden unter den Fettsäurederivaten ist bekannt als sog. Green leaf volatiles (GLV), die sofort auftauchen, wenn Pflanzen verwundet werden, also z. B. auch beim Rasenmähen. Das heißt, auch wir können ohne Schwierigkeiten einige dieser Duftstoffe empfangen.

## Auslösefaktoren für die Emission induzierter Duftstoffe

Wir haben uns die Frage gestellt, wodurch die Duftstoffemission bei der Pflanze aktiviert wird. Frisst z. B. eine *Spodoptera*-Larve auf einem Limabohnenblatt (*Phaseolus lunatus*), so fügt sie dem Blatt eine Verwundung zu und das Blatt kommt in Kontakt mit der »Mundchemie« der Larve. Was ist dabei für die Erkennung, dass die Pflanze gefressen wird, wichtig: die mechanische Verwundung oder die Chemie, die das fressende Insekt einbringt, oder beides?

In den meisten Experimenten dazu wird, um die Verwundung im Kontrollversuch darzustellen, ein sog. Rändelrad verwendet, ein mit kleinen Zacken versehenes Rad, mit dem der Pflanze viele kleine Verwundungen zugefügt werden. Alternativ kann man das Blatt mit einer Pinzette zerquetschen oder kleine Stückchen aus ihm herausschneiden. In einem typischen Duft-Chromatogramm ist dabei (außer dem internen Standard) nichts zu sehen (Abb. 4, grau). Das würde bedeuten, dass die Verwundung nicht wichtig ist und die Abwehrreaktion durch die Chemie, die die Raupe einbringt, ausgelöst wird.

Aber stimmt das wirklich? Raupen fressen kontinuierlich über einen langen Zeitraum, machen Pausen und bewegen sich auf dem Blatt. Möglicherweise spielt das Fraßverhalten der Raupen ebenso eine wichtige Rolle bei der Verwundung. Um dies zu untersuchen, haben wir eine »mechanische Raupe« gebaut, den sog. MecWorm (Abb. 5). Sein »Raupenkopf« kann durch zwei Schrittmotoren in zwei Richtungen bewegt werden und enthält in einem Teflonblock einen Metallstift, der bei maximaler Geschwindigkeit alle zwei Sekunden herein- und herausgefahren werden kann. Nachdem wir studiert haben, wie die Raupen fressen, haben wir dieses Verhalten mit dem MecWorm über ein computergesteuertes System nachgeahmt. Sammelt man dann den emittierten Duft und analysiert ihn, ergibt sich, dass die qualitative Komposition der Duftstoffe von *P. lunatus* (Abb. 4, schwarz) fast identisch ist mit derjenigen bei *Spodoptera*-Fraß (vgl. Abb. 2, 3). Das bedeutet, dass die Rolle der mechanischen Verwundung für die Duftstoffemission lange Zeit völlig unterschätzt worden ist (Mithöfer et al. 2005).



**Abb. 4.** Gaschromatogramm des Duftes eines Blattes von *Phaseolus lunatus* (Limabohne), nach mechanischer Verwundung durch ein Rändelrad (grau) und durch den MecWorm (vgl. Abb. 5) über ca. 17 Stunden und einer Fläche von 733 mm<sup>2</sup> (schwarz); IS: interner Standard; weitere Abkürzungen s. Abb. 2.

Bei anderen Pflanzen konnten nicht alle Duftstoffe fraßgeschädigter Blätter durch den MecWorm induziert werden, ihr Anteil betrug jedoch immerhin etwa 50–70 %.

Die quantitative Zusammensetzung des Duftgemisches zeigt dagegen auch bei *Phaseolus lunatus* einige Unterschiede. Vermutlich wirken hier die chemischen Signale aus dem Raupenspeichel bei der Duftstoffemission modulierend. Andere Verteidigungsstrategien hängen dagegen insgesamt deutlich mehr von den chemischen Komponenten ab, die die Raupen einbringen. In allen Fällen wirken aber immer mechanische Verwundung und chemische Signale aus den Insekten bei der Induktion der pflanzlichen Abwehrreaktion mit.

## Signalmoleküle im Oralsekret der Raupen

Im nächsten Schritt haben wir untersucht, um welche Moleküle es sich im Oralsekret der Larven handelt. Fasst man die Raupen mit einer Pinzette hinter dem Kopf und drückt sie vorsichtig, kann man sie dazu bringen, etwas von dem Inhalt des vorderen Darms und ihren gesamten Mundinhalt

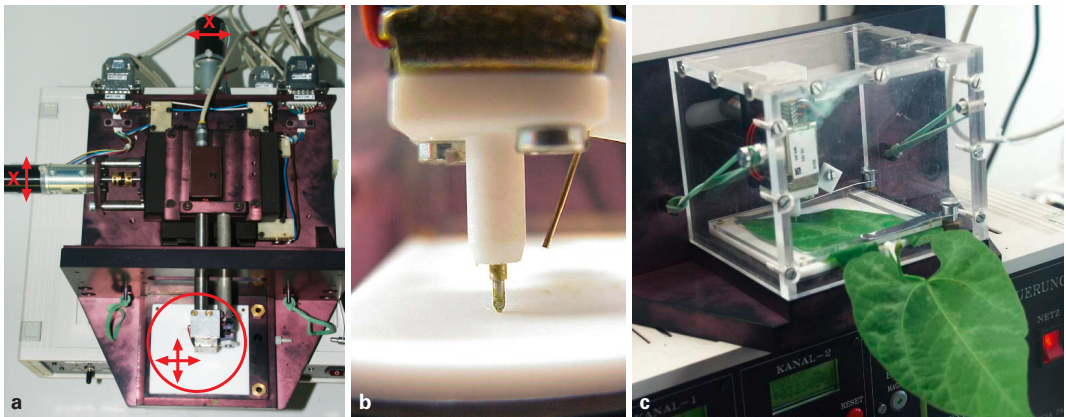
aus den Drüsen im Kopfbereich abzugeben (Abb. 6a), mit etwas Glück etwa 5 µL. Mit etwas Übung und Geschick gibt die Raupe einige Tage später nochmals Sekret ab.

Die erste Substanz, die aus solchem Raupensekret isoliert werden konnte, ist ein *N*-Acylglutamin (Abb. 6b), d. h. eine Fettsäure, die am Stickstoffatom der Aminosäure bindet. Besteht der Rest R aus einer OH-Gruppe, handelt es sich um Volicitin, das bekannteste Signal, das bisher aus dem Oralsekret von Lepidopterenraupen isoliert werden konnte. Volicitin ist in vielen Pflanzen aktiv, aber nicht in allen. Inzwischen wurden etliche Derivate von Volicitin isoliert, mit mehr oder weniger starker Aktivität, und es verbergen sich noch viele andere Substanzen in dem Raupensekret, die aktiv sind, aber bisher noch nicht identifiziert werden konnten.

## Spezifität der pflanzlichen Antwort

Um die Frage nach der Spezifität der Antwort zu untersuchen, wurde *Medicago truncatula*, eine Schneckenklee-Art, mit Raupen von *Spodoptera littoralis* und mit Exemplaren von *Tetranychus urticae*, der Gemeinen Spinnmilbe, besetzt (Abb. 7a). Damit können wir die pflanzliche





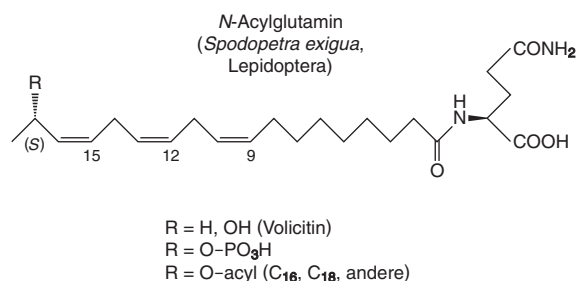
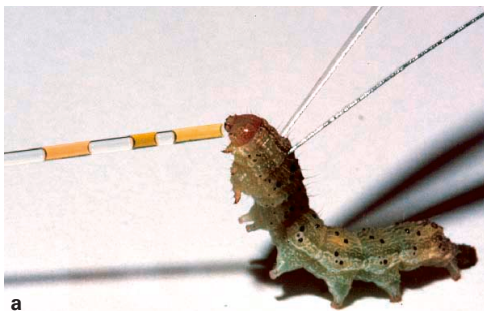
**Abb. 5.** Vortäuschung von Raupenfraß an einem Blatt: **a**, Apparatur »MecWorm«, mit der das natürliche Fraßverhalten von Raupen simuliert wird; **b**, der »Raupenkopf« mit seinem Metallstift wird, gesteuert mit einem PC, durch zwei Schrittmotoren in zwei Dimensionen (X,Y) bewegt; **c**, der von dem verwundeten Blatt emittierte Duft wird in einem geschlossenen Behälter aufgefangen. – Fotos: Arbeitsgruppe Axel Mithöfer, MPI-CE.

Antwort auf einen kauenden und auf einen saugenden Organismus vergleichen.

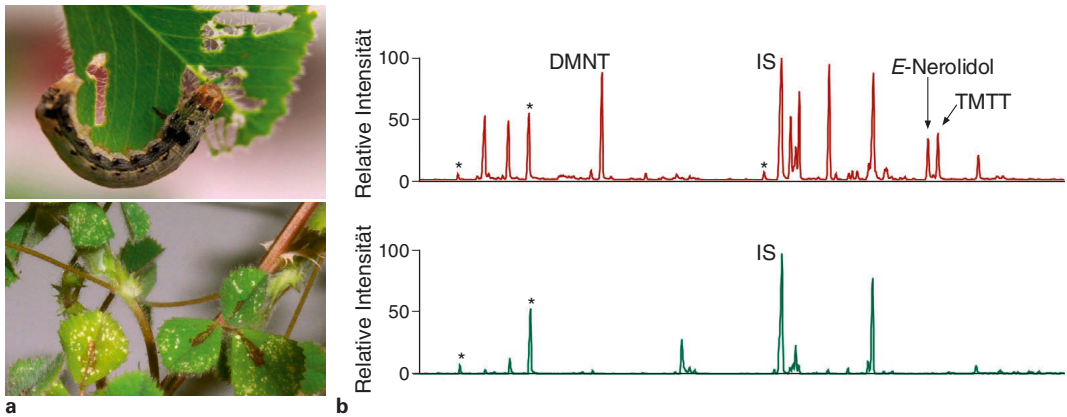
Die Duftstoffanalyse zeigt in beiden Fällen eine Induktion verschiedener Duftstoffe (Abb. 7b). Das Bouquet nach Spinnmilbenbefall ist jedoch deutlich schwächer ausgeprägt. Neben quantitativen Unterschieden gibt es auch qualitative. So fehlen die Substanzen DMNT, TMTT und *E*-Nerolidol nach Befall mit *T. urticae*. Die Pflanze kann also wahrnehmen, dass verschiedene Organismen auf ihr fressen und dementsprechend die adäquate Abwehrreaktion einschalten (Leitner et al. 2005).

## Kommunikation innerhalb einer Pflanzenart

Wie sieht es nun mit Pflanzen als Empfänger von Signalen in der Intraspezies-Kommunikation aus? In einem Kooperationsprojekt (Arimura et al. 2000) wurden dazu nicht befallene Blätter von *Phaseolus lunatus* in einem geschlossenen Behälter zusammen mit Blättern gelagert, die mit Spinnmilben (*Tetranychus urticae*) infiziert waren. Zwischen den unbefallenen und den befallenen Blättern bestand kein physischer Kontakt, eine Möglichkeit der Kommunikation bestand nur über die Duftphase. Ausgewertet wurden nach dem Versuch verschiedene Gene, die für die Verteidigung relevant sind.



**Abb. 6.** **a**, Entnahme des Oralsekrets aus einer Larve von *Spodoptera* (Lepidoptera); das abgebildete Tier ist ca. 3–3,5 cm lang; **b**, Strukturformel von *N*-Acylglutamin und verschiedenen Derivaten. – Foto: Arbeitsgruppe Axel Mithöfer, MPI-CE.



**Abb. 7.** **a**, *Medicago truncatula* (Schneckenklee), mit einer Raupe von *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera; oben) und mit *Tetranychus urticae* (Gemeine Spinnmilbe; unten); **b**, Gaschromatogramm des Duftes eines Blattes von *M. truncatula*, nach Befall mit *S. littoralis* (oben) bzw. *T. urticae* (unten); IS: interner Standard, DMNT: 4,8-Dimethyl-1,3(E),7-nonatrien, TMTT: 4,8,12-Trimethyltrideca-1,3,7,11-tetraen. – Fotos: Arbeitsgruppe Axel Mithöfer, MPI-CE.

Bei den mit Spinnmilben befallenen Blättern wurden nach bestimmten Zeiten alle diese Gene aktiviert, bei Kontrollblättern, die ausschließlich mit anderen unbefallenen Blättern inkubiert worden waren, wurde keines der Gene aktiviert. Bei den Blättern, die in Duftkontakt mit den befallenen Blättern standen, wurden die Gene aktiviert, wenn auch auf niedrigerem Niveau (Arimura et al. 2000). Die Blätter sind also in der Lage, auf die Emission der Duftstoffe befallener Blätter mit einer Verteidigungsreaktion zu reagieren, d.h., sie können Signale, die von der gleichen Art abgesendet werden, empfangen und umsetzen.

## Kommunikation zwischen zwei Pflanzenarten

Die Interspezies-Kommunikation wurde an einer mechanisch bzw. durch Herbivore verwundeten *Artemisia tridentata* (Wüstenbeifuß) als Sender und an *Nicotiana attenuata* (Wilder Tabak) als Empfänger untersucht.

Tatsächlich zeigt die Polyphenoloxidase (PPO) in der Empfängerpflanze (Tabak), die in Nachbarschaft zu einem mechanisch verwundeten Wüstenbeifuß steht, eine signifikant höhere Enzymaktivität ( $P = 0,035$ ) gegenüber Tabak, der in Nachbarschaft zu einem nicht verwundeten Wüstenbeifuß steht (Kontrolle). Noch etwas



**Abb. 8.** Anbau gemäß dem »push-pull«-System: **a**, in Kenia mit Napiergras (*Pennisetum*, außen) und *Desmodium* und Mais innen; **b**, in den Anden mit Mashua-Pflanzen (*Tropaeolum*, weiße Pfeile) im Kartoffelanbau. Erläuterung s. Text. – Fotos: a, icipe; b, E. G. Cosio.

mehr erhöht ist die PPO-Aktivität bei Tabak, der in Nachbarschaft zu einem von einem durch Herbivore verwundeten Wüstenbeifuß wächst (Karban et al. 2003).

Untersucht man nun Tabakpflanzen, die in Nachbarschaft zu einem nicht verwundeten, einem mechanisch verwundeten und einem durch Herbivore verwundeten Wüstenbeifuß wachsen, so ist der Anteil der Tabakblätter, die ihrerseits durch Herbivore verwundet werden, signifikant geringer ( $P = 0,014$ ), wenn der Tabak in Nachbarschaft zu einem verwundeten Wüstenbeifuß wächst. Auch hier ist der Effekt etwas (wenn auch nicht signifikant) stärker ausgeprägt als bei einem durch Herbivore verwundeten Wüstenbeifuß im Vergleich zu einem mechanisch verwundeten (Karban et al. 2003).

Die Ergebnisse bedeuten, dass *N. attenuata* (Solanaceae) die Signale, die von *A. tridentata* (Asteraceae) abgesendet werden, tatsächlich dechiffrieren und für seine eigene Verteidigung nutzen kann. Der Tabak »versteht« sozusagen, was der Wüstenbeifuß von sich gibt. Andere Pflanzen, die in der gleichen Entfernung wachsen, tun dies nicht, wie an *Lomatium dissectum* (Apiaceae), *Lupinus polyphyllus* (Fabaceae) und *Valeriana californica* (Caprifoliaceae) gezeigt wurde (Karban et al. 2004). Das heißt, die »Sprache« ist nicht bei allen Pflanzen identisch.

Eine befallene Pflanze kann also über Duftstoffe nicht nur innerhalb ihrer eigenen Blätter auto-kommunizieren, sondern auch mit Pflanzen derselben Art und sogar mit Pflanzen einer anderen Art kommunizieren, sodass als Ergebnis in allen drei Fällen die chemische Verteidigung gegen Herbivore hochgefahren wird. Es bleibt aber die Frage, ob die Pflanze, die die Duftstoffe aussendet, andere Pflanzen tatsächlich warnen will, oder ob die anderen Pflanzen in der Lage sind, die befallene Pflanze zu belauschen, um sich Informationen zu sichern und auf diese Weise vor einem möglichen Befall durch überspringende Raupen zu schützen.

## Anwendung im Pflanzenschutz

Gerade in ärmeren Ländern wird im Pflanzenschutz oft die chemische Keule verwendet. Ökologisch ist dies oft nicht mehr vertretbar. Es gibt Bestrebungen, Alternativen zu entwickeln, insbesondere von Kollegen aus Rothamsted (UK). Sie haben eine sog. »push-pull«-Strategie

etabliert, bei dem das Areal, auf dem Feldfrüchte wie z.B. Mais angebaut werden sollen, mit bestimmten Pflanzen bestückt wird, die dafür sorgen, dass der Herbivorenbefall (z.B. durch den Maiszünsler, *Ostrinia nubilalis*) reduziert wird. Um das Maisfeld herum werden dazu Pflanzen angebaut (z.B. Napierrgras, *Pennisetum purpureum*), deren Duft für Herbivore attraktiv ist und die daher die Herbivoren anziehen. Zusätzlich werden in dem Feld Pflanzen zwischen die Maispflanzen angebaut, wie *Melinis minutiflora* und *Desmodium*, die für die den Mais schädigenden Insekten extrem unangenehm riechen bzw. den Aufwuchs von Unkräutern verhindern (Abb. 8a). Darüber hinaus können im Feld weitere Pflanzen eingefügt werden, die für die Feinde der Herbivoren attraktiv sind. Daraus ergibt sich ein System, das sich einigermaßen selbst regulieren könnte; erste Ergebnisse in Afrika zeigen durchaus Erfolge (Khan et al. 2010, Prinz zu Löwenstein 2012). Ob sich das System in großem Stil anwenden ließe, ist noch offen, aber in kleineren Einheiten scheint es zu funktionieren, wenn man genau weiß, um welche Schadorganismen es sich handelt, und wenn man die Pflanzen kennt, die für die Herbivoren attraktiv sind oder sie vertreiben.

Das System ist nicht wirklich neu. In den Anden werden im Kartoffelanbau nach wie vor Mashua-Pflanzen (*Tropaeolum tuberosum*) in einem natürlichen »push-pull«-System als Pflanzenschutz zwischen den Kartoffelpflanzen und vor allem an den Feldrändern angesetzt (Abb. 8b). Sie enthalten einen hohen Anteil verschiedener Glucosinolate, die die Kartoffelpflanzen vor Herbivoren schützen, aber auch den Pathogenbefall und das Nematodenwachstum stark unterdrücken. Diesen Ansatz haben die Inka schon vor 500 Jahren praktiziert, sie hatten also die Idee von der »push-pull«-Strategie.

## Giraffen und Akazien

Nun wird auch klar, was mit den Giraffen passiert, die an den Akazienblättern gefressen haben. Die Blätter haben daraufhin phenolische Inhaltsstoffe gebildet, die unangenehm schmecken, wie z.B. Tannine. Die Giraffen lassen dann von diesen Bereichen ab und ziehen weiter zur nächsten Akazie. Sie ziehen dabei immer gegen den Wind, weil sie auch gelernt haben, dass die Akazien nicht nur die unangenehmen phenolischen Stoffe



bilden, sondern dass sie auch Duft abgeben und die anderen Akazien auf diese Weise warnen. Da der Duft mit dem Wind verteilt wird, laufen die Giraffen gegen den Wind zu den nächsten Akazien, die von der Warnung nichts mitbekommen.

## Literatur

- Arimura, G., R. Ozawa, T. Shimoda, T. Nishioka, W. Boland & J. Takabayashi. 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. – *Nature*, 406 (6795): 512–515.
- Hilker, M. 2016. Früherkennung von Insektenbefall: Eiablagen von Insekten mobilisieren die pflanzliche Verteidigung. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): *Die Sprache der Moleküle – Chemische Kommunikation in der Natur*. Pfeil, München: 29–37.
- Karban, R., J. Maron, G. W. Felton, G. Ervin & H. Eichenseer. 2003. Herbivore damage to sagebrush induces resistance in wild tobacco: evidence for eavesdropping between plants. – *Oikos*, 100(2): 325–332.
- Karban, R., M. Huntzinger & A. C. McCall. 2004. The specificity of eavesdropping in sagebrush by other plants. – *Ecology*, 85(7): 1846–1852.
- Khan, Z. R., C. A. O. Midega, T. J. A. Bruce, A. M. Hooper & J. A. Pickett. 2010. Exploiting phytochemicals for developing a 'push-pull' crop protection strategy for cereal farmers in Africa. – *Journal of Experimental Botany*, 61 (15): 4185–4196.
- Leitner, M., W. Boland & A. Mithöfer. 2005. Direct and indirect defences induced by piercing-sucking and chewing herbivores in *Medicago truncatula*. – *New Phytologist*, 167 (2): 597–606.
- Mithöfer, A. & W. Boland. 2012. Plant defense against herbivores: Chemical aspects. – *Annual Reviews in Plant Biology*, 63: 431–450.
- 2016. Do you speak chemistry? – *EMBO Reports*, 17(5): 626–629.
- Mithöfer, A. & M. C. Schuman. 2014. Duften zum Überleben: Subtile Verteidigungsstrategien in Pflanzen. – *Biologie in unserer Zeit*, 44(1): 26–32.
- Mithöfer, A., G. Wanner & W. Boland. 2005. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves. II. Continuous mechanical wounding resembling insect feeding is sufficient to elicit herbivory-related volatile emission. – *Plant Physiology*, 137 (3): 1160–1168.
- Prinz zu Löwenstein, F. 2012. Nachhaltige Ernährungssicherung durch ökologische Intensivierung. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): *Pflanzenzucht und Gentechnik in einer Welt mit Hungersnot und knappen Ressourcen*. Pfeil, München: 119–126.

## Diskussion

**S. Renner:** Sie haben gesagt, wenn ein nagendes Insekt oder saugende Tiere wie die Spinnmilben an einem Blatt fressen, gibt die Pflanze die adäquate Antwort. Was ist die beste adäquate Antwort?

**A. Mithöfer:** Die adäquate Antwort ist, die spezifischen Feinde der fressenden Organismen anzulocken. Es hilft nichts, wenn ein Raupenfeind angelockt wird, wenn die Pflanze von Spinnmilben befallen ist.

**J. Ruthner:** Kennt man die primäre Funktion der Aminosäure-Fettsäure-Derivate aus dem Oralsekret der Raupen? Ich würde erwarten, dass die Raupen die Substanz eigentlich abschaffen müssten, wenn sie sich dadurch selber schädigen.

**A. Mithöfer:** Den Nutzen der Verbindungen für die Raupen kennen wir nicht. Die Synthese dieser Aminosäurekonjugate läuft sehr wahrscheinlich nicht primär in den Raupen selbst, sondern in Mikroorganismen im Darm der Raupe. Diese haben natürlich eine Bedeutung für die Raupe. Man hat, nachdem man wusste, wie dieses Volicitin aussieht, bei allen möglichen Mikroorganismen ein Screening durchgeführt. Die große Masse der Mikroorganismen war in der Lage, diese Substanzen zu bilden; diese müssen also für die Mikroorganismen eine große Bedeutung haben. Es scheint sich auch um eine sehr alte Bedeutung zu handeln. Die Entwicklung der Landpflanzen liegt über 450 Millionen Jahre zurück und die ersten Insekten haben sich vermutlich parallel dazu entwickelt. Noch bevor die ersten Landpflanzen mit den ersten Insekten in Kontakt

kamen, hatten sie schon mit den Mikroorganismen Kontakt, darunter mit phytopathogenen Mikroorganismen. Daher konnten die Pflanzen möglicherweise diese Substanzen schon erkennen. Dann ist es natürlich clever, wenn sie bei dem Erkennungsmechanismus bleiben, den sie ohnehin schon entwickelt hatten, der jetzt aber in einem anderen Zusammenhang steht, weil ihn die Insekten einbringen.

**B. Hoppe:** Wenn ich Sie richtig verstanden habe, produzieren die Blätter unterschiedliche, spezifische Duftstoffkomponenten, wenn sie von verschiedenen Schadinsekten angefressen werden. Weiß man etwas zur Synthese dieser Komponenten? Sind dabei bestimmte Enzyme beteiligt?

**A. Mithöfer:** Hinter der Produktion der verschiedenen Duftstoffkomponenten stehen in der Tat viele Enzyme, die ineinandergreifen, und die entsprechenden Gene, die diese Enzyme codieren. Die ganze Regulierung läuft auf molekularer Ebene. Wenn die Pflanze von Raupen befallen ist und den Fraß realisiert, dann wird die Kaskade aktiviert. Es fängt damit an, dass durch den Raupenfraß das Membranpotenzial beschädigt wird, was wiederum Kalziumströme auslöst. Es folgt eine intrazelluläre Signaltransduktion, die letztendlich zur Aktivierung verschiedener Gene führt. Das ganze Prozedere haben wir bislang nicht vollständig verstanden. Viele Gruppen arbeiten sehr intensiv daran, damit wir die Regulierung sowohl der Synthese der verschiedenen Abwehrstoffe als auch der Abwehrmechanismen verstehen.